

Anatomía xilemática del tronco de *Pereskia guamacho* (Cactaceae) procedente del estado Mérida-Venezuela

Wood anatomy of *Pereskia guamacho* (Cactaceae) from Mérida State-Venezuela

Williams J. León H.

Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Escuela de Ingeniería Forestal, Departamento de Botánica, Laboratorio de Anatomía de Maderas, Mérida-Venezuela

Resumen

Se presenta la descripción anatómica de la madera de *Pereskia guamacho* (Pereskioideae, Cactaceae), procedente de la zona comprendida entre Estanquez y San Juan de Lagunillas (Mérida, Venezuela), y se relacionan algunas de sus características con elementos del medio ambiente. Se establecen comparaciones con la principal subfamilia de las Cactaceae (Cactoideae). Algunos de sus caracteres resaltantes son: presencia de depósitos de tilides, abundantes cristales en las células parenquimáticas radiales, estratificación del parénquima axial, desarrollo de células envolventes y células radiales perforadas. Los índices de vulnerabilidad y mesomorfía clasifican a la madera como mesomórfica y sus valores son mayores a los reportados por Lindorf (1994), para la misma especie en la zona de bosque muy seco tropical. Por las características de sus elementos de conducción se puede inferir que, a pesar de comportarse como mesomórfica, esta especie trataría de orientar su sistema conductor de manera que predominen los aspectos de seguridad sobre los de eficiencia.

Palabras clave: ecoanatomía, madera, células radiales perforadas, Pereskioideae.

Abstract

Wood anatomy of *Pereskia guamacho* (Pereskioideae, Cactaceae) collected between Estanquez and San Juan de Lagunillas (Mérida, Venezuela), was studied and compared with the most important subfamily in Cactaceae (Cactoideae). The following features are notables: tyloses in pores, prismatic crystals in radials cells, stored structure in axial parenchyma, sheath cells and perforated ray cells. According to vulnerability and mesomorphic index, the *Pereskia guamacho* wood is a mesomorphic type and the obtained values were highest those reported by Lindorf (1994) for the same specie collected in a very dry tropical forest. Conductive system should be oriented for safety more than efficiency.

Key words: ecoanatomy, wood, perforated ray cells, Pereskioideae.

Introducción

El género *Pereskia* pertenece a la subfamilia *Pereskioideae* de la familia *Cactaceae*. Está constituido por 17 especies que sólo se desarrollan en condiciones méxicas o en regiones ligeramente áridas y se caracteriza por ser árboles de tamaño mediano con hojas planas y delgadas, troncos leñosos y con pocos caracteres de succulencia (Mauseth, 1999), presentándose ejemplares arbóreos espinosos y con hojas verdaderas. En Venezuela es uno de los 20 géneros de la familia *Cactaceae*, que se encuentra en las diferentes regiones geográficas del país y está representado por dos especies (Huber *et al.* 1998), distribuidas en regiones semiáridas y áridas del norte y centro del país, siendo la especie más conocida *Pereskia guamacho* (Aristeguieta, 2003), la cual es un arbusto muy espinoso, generalmente de 1-3 m de altura aunque puede llegar a alcanzar hasta 10 m y se pueden encontrar troncos con diámetros hasta de 40 cm (Rondón, 2001). En general, en Venezuela se encuentra muy extendido en las partes bajas de la Cordillera de la Costa y en la faja costera desde La Goajira hasta el estado Sucre y Nueva Esparta y en todas estas zonas forma parte de los bosques xerofíticos; a veces penetra mas hacia el interior del país tal como se puede observar en los estados Lara y Guárico. Aunque prefiere los suelos áridos y expuestos al sol, puede crecer hasta 1000 m de altitud (FUDENA, 2005). En Mérida habita en suelos áridos y poco fértiles de los bosques xerofíticos de Caparú y Estanzuela (Rondón, 2001). A nivel de estructura anatómica de la madera, son pocos los estudios que se han realizado para el género *Pereskia* y se puede mencionar la descripción presentada por Metcalfe y Chalk (1950), para la familia *Cactaceae*, en donde menciona que *Pereskia* es el género de la familia que presenta los poros de mayor tamaño y menos numerosos. A nivel de especie se tienen las descripciones de *Pereskia saccharosa*, *P. aculeata* (Bailey, 1962), *P. colombiana*, *P. guamacho*, *P. cubensis*, *P. portulacifolia* (Bailey, 1963). Mauseth y Landrum (1997) señalan que el género *Pereskia* posee una serie de características anatómicas relictuales, dentro de la familia *Cactaceae*, y entre las correspondientes a la anatomía xilemática mencionan las siguientes: fibras predominantemente septadas y nucleadas, parénquima paratraqueal escaso, poros solitarios o en pequeños grupos arracimados, platinas de perforación simples, punteaduras intervasculares circulares a ovaladas, células radiales de paredes ligeramente gruesas y lignificadas, radios con células cuadradas, erectas y

procumbentes. En Venezuela, uno de los pocos reportes sobre la anatomía xilemática de *Pereskia guamacho* es el presentado por Lindorf (1994), donde aporta datos sobre características cuantitativas del sistema de conducción y su comportamiento de acuerdo al sitio de crecimiento. Tomando en consideración la poca información que existe sobre la principal especie leñosa de la familia *Cactaceae*, que existe en nuestro país; el presente trabajo tiene como objetivo estudiar la estructura anatómica de la madera, y su relación con algunos factores ambientales, de individuos de *Pereskia guamacho* que crecen en la zona de bosque seco premontano del estado Mérida.

Materiales y métodos

El material de estudio corresponde a muestras de madera de cinco individuos de la especie *Pereskia guamacho* (Cuadro 1), colectados entre Estanzuela y San Juan de Lagunillas, estado Mérida (Figura 1).

Cuadro 1. *Pereskia guamacho*. Número de muestra botánica y de xiloteca del material estudiado.

Árbol N°	Muestra Xiloteca MERw	Muestra herbario MER
01	X4250	1586 Hernández
02	X4262	1582 Hernández
03	X4275	1588 Hernández
04	X4278	1589 Hernández
05	X4994	99 Valverde-Pérez

Según Añez y Figueredo (1999), la zona de estudio corresponde a un bosque seco premontano subtropical, ubicada a una altura aproximada de 1104 msnm, con una precipitación promedio anual de 500 mm y una temperatura promedio de 22 °C/año.

El material de estudio fue preparado según las técnicas convencionales de microtecnia xilemática (Johansen, 1940; Corothie, 1967), haciendo cortes con un microtomo de deslizamiento para obtener secciones de 20-30 µm de espesor para ser coloreadas con safranina y montadas haciendo uso de resina sintética. La descripción se realizó tomando en cuenta lo establecido por IAWA Committee (1989). En la preparación de macerados se siguió la metodología de Franklin (1937). En el procesamiento de características cuantitativas se utilizó el programa SPSS 10.0 bajo Windows. Se calcularon los índices de vulne-



Figura 1. Lugar de recolección de muestras de *Pereskia guamacho*

rabilidad (IV) y mesomorfia (IM) propuestos por Carlquist (1977) utilizando las siguientes fórmulas:

IV = Diámetro promedio de poros / número de poros por mm²

IM = IV x Longitud promedio de elementos vasculares

También se calculó el índice de agrupamiento de poros (Ivg), para determinar la magnitud de poros agrupados presentes en la madera, y el índice de Chattaway (IC), con el fin de conocer el grado de crecimiento intrusivo de la fibra. Las fórmulas utilizadas para calcular estos índices fueron las siguientes:

$IVg = \text{Número total de poros} / \text{Número de grupos de poros}$

IC = Longitud de fibras / Longitud de elementos vasculares

Se establecieron comparaciones entre los valores de vulnerabilidad y mesomorfía obtenidos con lo reportado por Lindorf (1994) para la zona de vida de bosque muy seco tropical.

Resultados

Pereskia guamacho F.A.C. Weber

Pereskia colombiana Britton & Rose

Rhodocactus colombianus (Britton & Rose) F.M. Knuth

Rhodocactus guamacho (F.A.C. Weber) F.M. Knuth

Madera de color amarillento, sin transición entre albura y duramen. Olor y sabor no distintivos. Lustre mediano. Grano entrecruzado. Textura mediana. Dura y pesada.

Anillos de crecimiento no definidos. Porosidad difusa. Poros sin patrón definido de disposición, solitarios y múltiples radiales de 2-3(-4), abundantes arracimados (Figura 2), 14-17 poros por mm², diámetro de (85-) 119-138 (-180) μ m. Longitud de elementos vasculares (100-) 146-206 (-285) μ m. Platinas de perforación simples. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas y poligonales (Figura 3), ocasionalmente se pueden presentar algunas punteaduras alargadas horizontalmente (X4275), medianas a grandes, diámetro de 7,5-11,25 (-12,5) μ m. Punteaduras radiovasculares similares a las intervasculares. Punteaduras ornadas ausentes. Engrosamientos espiralados ausentes. Tíldes presentes. Fibras septadas, paredes medianas a gruesas, longitud (780-) 983-1181 (-1410) μ m, punteaduras indistintamente areoladas, predominantemente sobre las paredes radiales. Traqueidas ausentes. Parénquima paratraqueal escaso, vasicéntrico, aliforme de ala corta, confluyente, unilateral, ocasionalmente en bandas cortas con más de tres células de ancho (Figura 2); en series de 2-4 células, ocasionalmente

fusiforme (Figura 4). Parénquima no lignificado ausente. Radios heterocelulares con 1-3 filas de células marginales, 2-3(-4-5) radios por mm, 6-12 células de ancho (Figura 4), altura (690-) 960-2369 (-4250) μ m. Radios de dos tamaños ausentes. Radios agregados ausentes. Células envolventes presentes, formando una envoltura parcial alrededor del radio. Parénquima radial disyuntivo ausente. Células radiales perforadas presentes (X4250, X4275, X4278) (Figura 5). Estructura estratificada (Figura 4) a parcialmente estratificada en el parénquima axial. Cristales prismáticos abundantes en células parenquimáticas radiales (Figura 4, 6), algunos en parénquima axial; cristales alargados y drusas ocasionalmente en el parénquima radial; 1-3(-4) cristales por célula. Sílice ausente. Células oleíferas ausentes. Tubos y canales secretores ausentes. Floema incluso ausente.

En relación a las características cuantitativas xilémicas se puede mencionar lo siguiente:

De acuerdo a las categorías establecidas por IAWA Committee (1989), los individuos estudiados se pueden considerar que tienen poros medianos, numerosos y longitud de elementos vasculares cortos. Igualmente, con respecto a la longitud de las fibras, los valores obtenidos indican que se trata de fibras medianas. Estas categorías también se mantienen de acuerdo a los criterios de Metcalfe y Chalk (1983). En la figura 7 se presentan diagra-

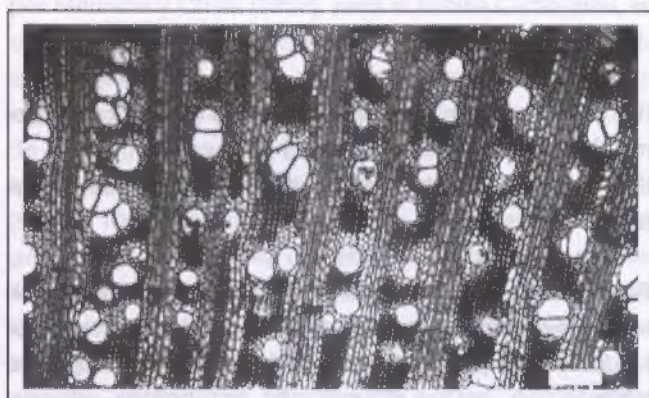


Figura 2. *Pereskia guamacho*. Poros solitarios, múltiples radiales cortos y arracimados, con tíldes. Parénquima paratraqueal vasicéntrico, aliforme, confluyente, pudiendo formar bandas (Barra = 300 μ m)

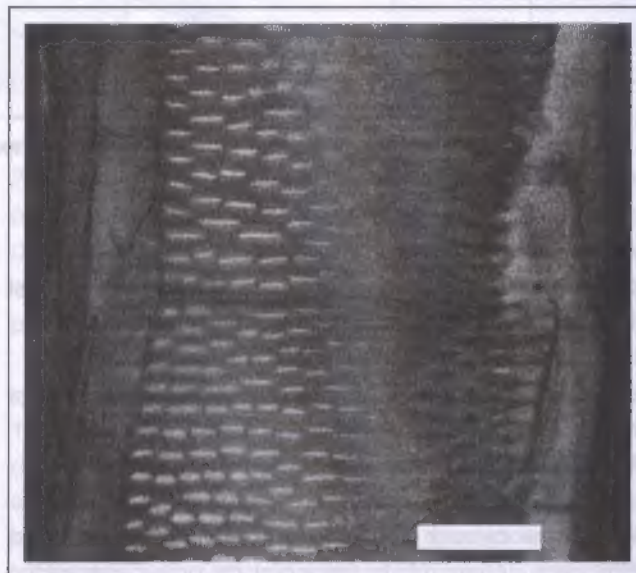


Figura 3. *Pereskia guamacho*. Punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas, algunas poligonales (Barra = 50 μ m)

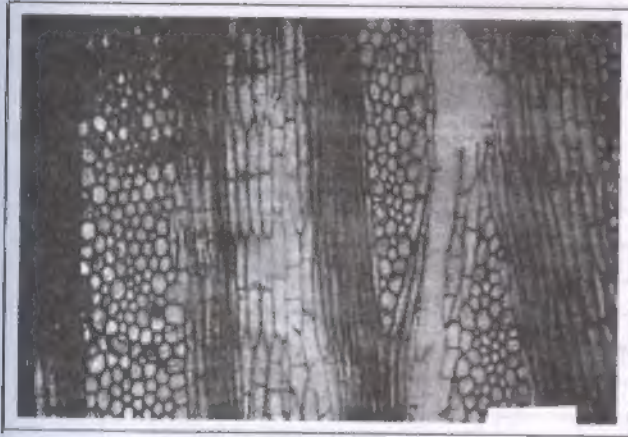


Figura 4. *Pereskia guamacho*. Parénquima fusiforme (a) y en series de 2-4 células (b); predominantemente dos células; estratificado. Radios multiseriados, con cristales prismáticos (c) (Barra= 200 μ m)

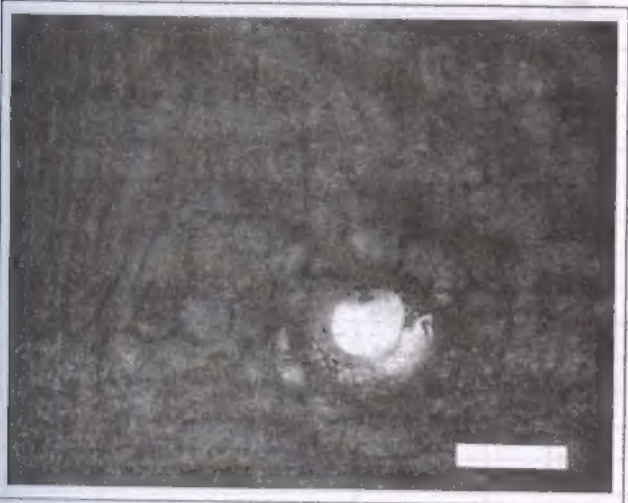


Figura 5. *Pereskia guamacho*. Célula radial perforada (Barra = 100 μ m)

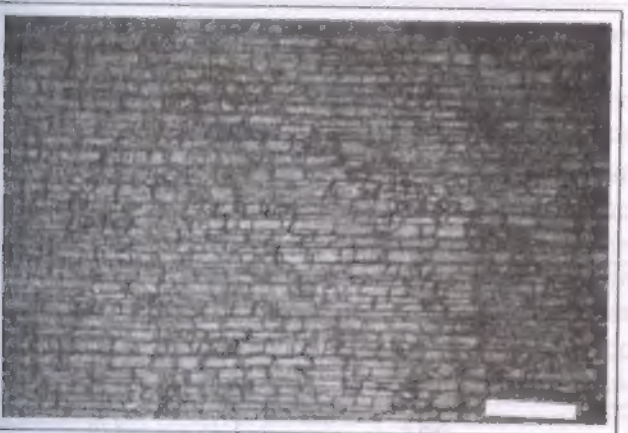


Figura 6. *Pereskia guamacho*. Cristales prismáticos en células parenquimáticas radiales (Barra = 200 μ m)

mas de caja que muestran los valores promedio, máximo, mínimo y límites de confianza superior e inferior ($\alpha = 0,05$) para diámetro de poros, longitud de elementos vasculares, longitud de fibras y altura de radios. El análisis de varianza indica que hay un comportamiento en donde se observan diferencias estadísticamente significativas en longitud de elementos vasculares, longitud de fibras y altura de radios. La prueba de Tukey indica lo siguiente:

- Con respecto al diámetro de los poros (Cuadro 2), la prueba de Tukey (Cuadro 3), indica que se forman dos grupos homogéneos con traslape entre sí y cada grupo incluye cuatro individuos, observándose que las diferencias entre cada grupo están representadas por los individuos que presentan los valores promedio máximo y mínimo.
- La longitud de los elementos vasculares (Cuadro 2) presenta un comportamiento más homogéneo en donde se forman dos grupos (Cuadro 3): el primero incluye a un solo individuo (menor longitud promedio de elementos vasculares) y el segundo incluye cuatro individuos con longitudes de elementos vasculares que oscilan entre 197,6 y 208,6 μ m.
- La longitud de fibras tiene un comportamiento similar al de longitud de elementos vasculares (Cuadro 3) formándose dos grupos: el primero está representado por dos individuos con longitud de fibras promedio de 982,6-989,6 μ m; mientras que el segundo incluye tres individuos cuyas fibras tienen una longitud promedio que oscila entre 1169,2 y 1232,6 μ m.
- La altura de radios muestra un comportamiento heterogéneo (Cuadro 3) y se forman cuatro grupos homogéneos entre sí en donde cada grupo incluye dos individuos, excepto el grupo I en el cual sólo se encuentra el individuo que presentó la menor altura promedio de los radios.
- El diámetro de las punteaduras mostró un comportamiento uniforme y todos los individuos estudiados se comportan de manera similar desde el punto de vista estadístico.

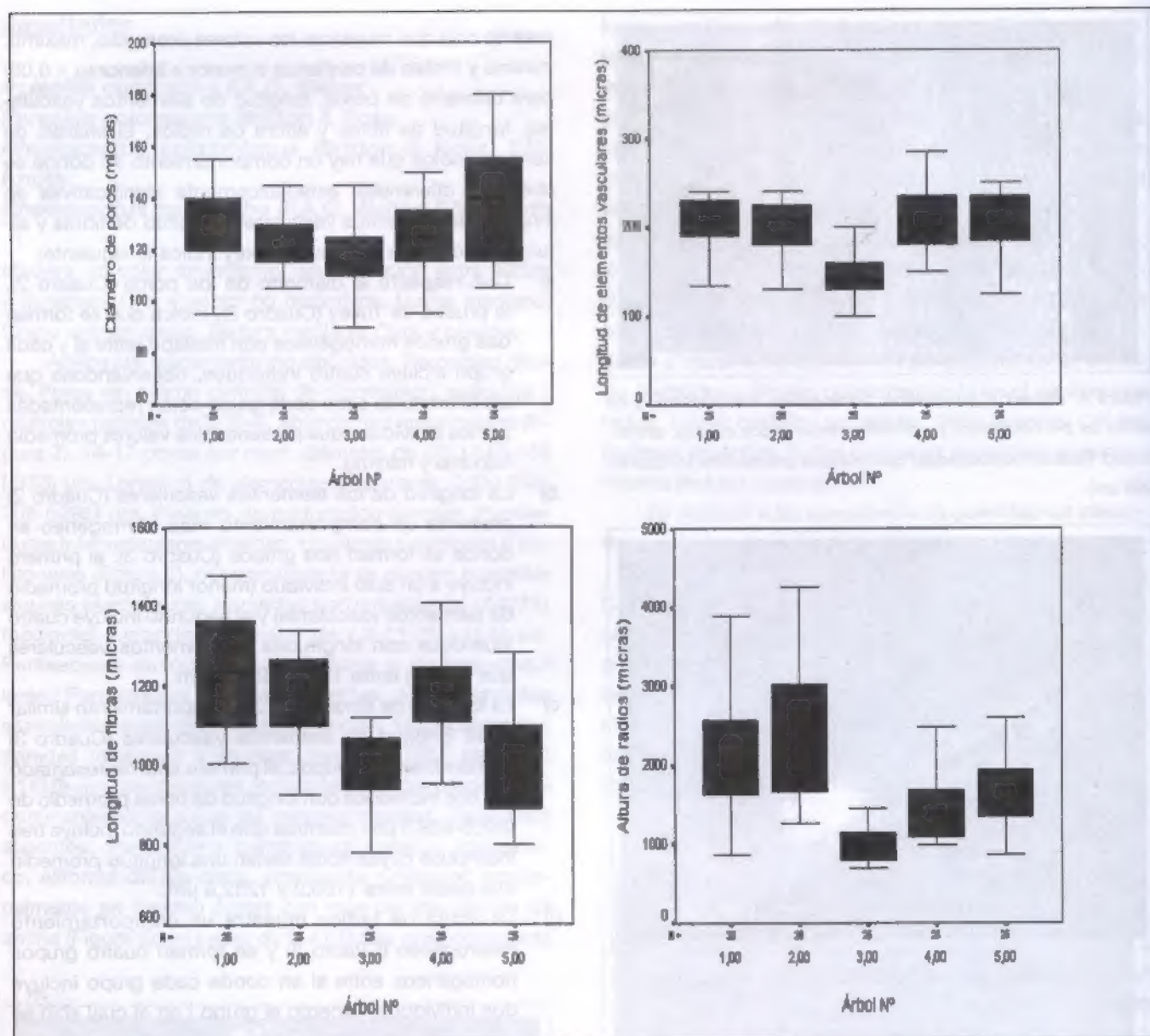


Figura 7. Diagramas de caja para diámetro de poros, longitud de elementos vasculares, longitud de fibras y altura de radios

Cuadro 2. Características cuantitativas de los elementos de conducción

Individuo	Poros/mm ²	Ø promedio de poros (µm)	Longitud promedio de EV (µm)	% poros solitarios
01	15	130,8	208,6	35,05
02	17	124,8	197,6	32,52
03	14	118,8	146,0	43,10
04	17	124,2	206,2	29,76
05	17	137,6	201,0	21,64

Cuadro 3. Grupos homogéneos de acuerdo a la prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$) para diámetro de poros, longitud de elementos vasculares, longitud de fibras y altura de radios.

Diámetro de poros (μm)				
Árbol	I	II	III	IV
3	118,8			
4	124,2	124,2		
2	124,8	124,8		
1	130,8	130,8		
5		137,6		
Longitud de elementos vasculares (μm)				
Árbol	I	II	III	IV
3	146,0			
2		197,6		
5		201,0		
4		206,2		
1		208,6		
Longitud de fibras (μm)				
Árbol	I	II	III	IV
3	982,6			
5	989,6			
2		1169,2		
4		1181,2		
1		1232,6		
Altura de radios (μm)				
Árbol	I	II	III	IV
3	959,6			
4		1513,8		
5		1684,8	1684,8	
1			2059,0	2059,0
2				2369,4

Discusión

En líneas generales, lo observado en el material estudiado coincide con lo indicado por Metcalfe y Chalk (1950, 1983) para la familia Cactaceae, excepto en lo relacionado con contenido de los poros, presencia de parénquima fusiforme, estructura estratificada, cristales prismáticos y células radiales perforadas. Al establecer comparaciones con la madera de las Cactoideae, principal subfamilia de las Cactaceae, se tiene que al comparar el material estudiado de *P. guamacho* y lo reportado para la subfamilia Cactoideae (Gibson, 1973), las principales diferencias se remiten al menor tamaño y mayor frecuencia de poros, así como a la ausencia o presencia en baja cantidad de cristales en

la subfamilia Cactoideae. También se encontraron ciertas similitudes con lo reportado por Terrazas y Loza-Cornejo (2003), al estudiar 20 especies del género *Stenocereus* de la subfamilia Cactoideae, siendo la principal diferencia el porcentaje de poros solitarios el cual fue mayor de 50 % para todas las especies de *Stenocereus* mientras que en los cinco individuos de *P. guamacho* osciló entre 21,64 y 43,10 % (Cuadro 2). También se observaron diferencias en cuanto a la presencia de estructura estratificada y depósitos de tilides en *P. guamacho* y su ausencia en el género *Stenocereus*.

El desarrollo de células radiales perforadas se presentó en el 60 % de los individuos estudiados y esta característica no ha sido reportada para el género *Pereskia*. A nivel de la familia Cactaceae, los primeros reportes de células radiales perforadas fueron los presentados por Terrazas (2000), estudiando 20 especies de la tribu Pachyceerae (Cactoideae), las cuales pertenecen a los géneros *Cephalocereus*, *Myrtillocactus*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus*, *Polaskia*, *Rathbunia* y *Stenocereus*. Adicionalmente, en un estudio de 20 especies pertenecientes al género *Stenocereus* (Terrazas, 2003) se encontró de manera irregular, células radiales perforadas en todas las especies. Terrazas (2000), señala que la presencia de este tipo de células podría ser común en todos los géneros de la subfamilia Cactoideae con radios altos y esta última característica también coincide con lo observado en *P. guamacho*.

Gibson (1973), menciona que la madera de la familia Cactaceae a menudo presenta estructura estratificada, elementos vasculares generalmente cortos y con platinas de perforación simples, fibras liberiformes septadas y no septadas y parénquima paratraqueal escaso. Todas estas características coinciden con lo encontrado en *Pereskia guamacho*; así como también se mantienen las características mencionadas por Mauseth y Landrum (1997), como relictuales para la familia Cactaceae; excepto lo relacionado con el tipo de parénquima, donde sólo mencionari la presencia de parénquima paratraqueal escaso y en el material estudiado, también se encontró vasicéntrico, aliforme de ala corta, confluyente, unilateral, ocasionalmente en bandas cortas con más de tres células de ancho. Esto último coincide con lo mencionado por Metcalfe y Chalk (1950) quienes indican que aún cuando en la familia Cactaceae predomina el parénquima paratraqueal escaso y vasicéntrico delgado, en los géneros *Carnegisa*, *Cereus* y *Pereskia* se puede presentar parénquima confluyente y en bandas.

Los valores del índice de Chattaway oscilaron entre 4,92 y 6,73 (Cuadro 4) lo cual indica una alta tasa de crecimiento intrusivo de las fibras. Carlquist (1988) indica que valores del índice de Chattaway mayores a 2,6 se pueden considerar como maderas especializadas debido a que son casos especiales de selección hacia fibras largas para alcanzar un sistema mecánico óptimo. Este valor es mucho mayor que el reportado para otras especies de la familia Cactaceae como las 20 especies del género *Stenocereus* estudiadas por Terrazas y Loza-Cornejo (2003) donde se encontraron valores que oscilaron entre 2,40 y 3,34.

Cuadro 4. Índices de vulnerabilidad (IV), mesomorfía (IM), Chattaway (IC) y de agrupamiento de vasos (IVg)

Individuo	IV	IM	IC	IVg
01	8,73	1824,6	5,91	1,67
02	7,35	1455,3	5,92	1,65
03	8,50	1241,0	6,73	1,39
04	7,29	903,96	5,73	1,62
05	8,12	1632,12	4,92	1,98

El índice de vulnerabilidad clasifica a la especie como mesomórfica, pero en todos los individuos estudiados se presentaron valores menores de diez, aunque no son tan bajos como los reportados por Lindorf (1994), quien estudiando material proveniente de una zona de bosque muy seco tropical de Mamo, con precipitación de 558 mm/año y temperatura de 26 °C, encontró un índice de vulnerabilidad de 1,37 en *Pereskia guamacho*. Además de las diferencias en cuanto a índice de vulnerabilidad, también hay disimilitud en lo relacionado a diámetro promedio de los poros (54 µm vs. 127 µm), poros por mm² (39 vs. 16) y longitud de elementos vasculares (180 µm vs. 191,8 µm). Esto se debe a que a pesar de registrarse una precipitación promedio anual muy similar entre las dos zonas, la mayor temperatura de Mamo hace que exista una mayor tasa de evapotranspiración y esto incide sobre las estrategias adaptativas de los individuos, los cuales desarrollan sistemas de conducción mas orientados hacia la seguridad en el movimiento de líquidos.

Conclusiones

- La madera de *Pereskia guamacho* presenta una estructura anatómica que coincide con lo reportado, de manera general, para la familia Cactaceae. Sin embargo, hay algunas características de interés como lo son la presencia de depósitos de tálides, el desarrollo de estructura estratificada, la abundancia de cristales en las células parenquimáticas radiales y la presencia de células radiales perforadas. Este último tipo de células es primera vez que se reporta para el género *Pereskia*.
- Con respecto a lo reportado para la subfamilia Cactoideae, se observan diferencias en aspectos relacionados con depósitos en los poros, estratificación en el parénquima, tipos de parénquima axial, desarrollo de cristales, tamaño y número de poros.
- Los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) clasifican a la especie como mesomórfica; sin embargo, los valores del IV fueron menores de 9 en todos los individuos estudiados; lo cual indica que el sistema de conducción, a pesar de caer dentro del rango de especies mesomórficas, estaría buscando garantizar eficiencia y seguridad en el movimiento de líquidos. Esto último es reforzado por los valores obtenidos en el índice de agrupamiento de vasos (IVg) y el porcentaje de poros múltiples el cual osciló entre 56,9 y 78,4 %.
- De acuerdo a lo indicado por Carlquist (1988) y el valor del índice de Chattaway obtenido, *Pereskia guamacho* se puede considerar como una madera especializada, debido a que son casos especiales de selección hacia fibras largas para alcanzar un sistema mecánico óptimo. Otras características que confirman el desarrollo de una madera especializada para esta especie es la presencia de estructura estratificada en el parénquima axial, platinas de perforación simples y predominantemente horizontales, elementos vasculares cortos, abundantes poros múltiples, punteaduras intervasculares alternas y la presencia de parénquima fusiforme y en series cortas.

Agradecimientos

Al Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico (CDCHT) de la Universidad de Los Andes por el financiamiento otorgado al presente trabajo a través del proyecto FO-555-04-01-B.

Referencias bibliográficas

- AÑEZ, B. y C. FIGUERO. 1999. Influencia del número y disposición de plantas por hilera sobre el crecimiento y producción de tomate bajo siembra directa y por transplante. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)* 16: 398-413.
- ARISTEGUIETA, L. 2003. Estudio dendrológico de la flora de Venezuela. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Vol. XXXVIII. Caracas.
- BAILEY, I. 1963. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae, X. The xylem of *Pereskia colombiana*, *P. guamacho*, *P. cubensis* and *P. portulacifolia*. *J. Arnold Arbor.* 44: 390-396.
- BAILEY, I. 1962. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae, VI. The xylem of *Pereskia sacharosa* and *P. aculeata*. *J. Arnold Arbor.* 43: 376-383.
- CARLQUIST, S. 1988. *Comparative wood anatomy*. Springer Verlag. New York.
- CARLQUIST, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Amer. Journal of Botany* 64: 887-896.
- COROTHE, H. 1967. Estructura anatómica de 47 maderas de la Guayana Venezolana y clave para su identificación. Universidad de Los Andes-Ministerio de Agricultura y Cría. Laboratorio Nacional de Productos Forestales, Mérida, Venezuela.
- FRANKLIN, G. 1937. Permanent preparations of macerated wood fibres. *Tropical Woods* 49: 21-22.
- FUDENA. 2005. Ecorregión de los Llanos. Fundación para la Defensa de la Naturaleza. <http://ecollanos.com.ve/contenido.asp?SC=14&SSC=8&CN=240>. (Septiembre 2005).
- GIBSON, A. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotrófica* 5: 29-65.
- HUBER, O., R. DUNO, R. RIINA, F. STAUFFER, L. PAPPATERRA, A. JIMENEZ, S. LLAMAZAS y G. ORSINI. 1998. Estado actual del conocimiento de la flora venezolana. Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables. Caracas, Venezuela.
- IWA COMMITTEE. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *IWA Bull. n.s.* 10: 219-332.
- JOHANSEN, D. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill. New York.
- LINDORF, H. 1994. Ecoanatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IWA Journal* 15: 361-376.
- MAUSETH, J. 1999. Anatomical adaptations to xeric conditions in *Maihuenia* (Cactaceae), a relictual leaf-bearing cactus. *J. Plant Res.* 112: 307-315.
- MAUSETH, J. y J. LANDRUM. 1997. Relictual vegetative anatomical characters in Cactaceae: the genus *Pereskia*. *J. Plant Res.* 110: 55-64.
- METCALFE, C. y L. CHALK. 1983. *Anatomy of the dicotyledons* Vol. II: Wood structure and conclusion of the general introduction. 2nd Edition. Clarendon Press. Oxford.
- METCALFE, C. y L. CHALK. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons* Vol. I. Clarendon Press. Oxford.
- RONDÓN, J. 2001. Cactaceae de la zona xerófila del estado Mérida, Venezuela. Universidad de Los Andes. Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico. Mérida, Venezuela.
- TERRAZAS, T. 2000. Perforated ray cells in *Pachycereae* genera (Cactoideae). *IWA Journal* 22: 457-432.
- TERRAZAS, T. y S. LOZA-CORNEJO. 2003. Anatomía de la madera y alometría de veinte especies de *Stenocereus* (Cactaceae). *Anales del Inst. de Biol. UNAM. Serie Botánica* 74(2): 195-208.